黑斑双叉叶蝉成虫触角及触角感器的扫描电镜观察

郭付振[1], 袁水霞[2], 王荷然[1], 郭可建[3,*]

(1. 西北农林科技大学植物保护学院, 植保资源与病虫害治理教育部重点实验室, 陕西杨凌 712100;
2. 河南农业职业学院, 郑州 451450; 3. 菏泽市开发区实验小学, 山东菏泽 274000)

摘要:【目的】观察比较黑斑双叉叶蝉 *Chlorotettix nigromaculatus* 成虫雌、雄两性的触角及其感器的形态、数量和分布,为黑斑双叉叶蝉的行为生物学、化学生态学和电生理学的研究提供参考。【方法】利用扫描电镜技术,观察黑斑双叉叶蝉成虫的触角外部形态及其感器的类型、数量和分布及超微结构。【结果】黑斑双叉叶蝉雌雄成虫触角感器类型、数量和分布相似。该虫成虫触角呈刚毛状,包括柄节、梗节和鞭节3部分,其中柄节和梗节较粗短,其上布满众多鳞形突起;鞭节细长,由约60~64亚节组成,鞭节第1亚节上也布满鳞形突起。成虫的触角感器分为7种类型,包括蒲氏鬃毛(Böhm bristles, BB)、毛形感器(sensilla trichodea, ST)、锥形感器(sensilla basiconica, SB)、钟形感器(sensilla campaniformia, SCa)、刺形感器(sensilla chaetica, SCh)、腔锥形感器(sensilla coelocomica, SCo)、分叉感器(forficate sensilla, FS)。其中蒲氏鬃毛主要分布在柄节和梗节中下部,毛形感器ST Ⅰ和ST Ⅱ分布在柄节、梗节和鞭节,锥形感器主要分布在鞭节第1和2亚节端部,钟形感器SCa Ⅰ和SCa Ⅱ分布在柄节和鞭节第3和5节端部,腔锥形感器SCo Ⅰ和SCo Ⅱ分布在鞭节第1-5亚节,刺形感器SCh Ⅰ和SCh Ⅱ分布在梗节中上部和鞭节第4亚节端部,分叉感器分布在梗节基部。触角感器类型和基本结构在雌雄个体间无明显差异。【结论】黑斑双叉叶蝉的触角感器类型、分布和数量在雌雄个体间无差异。各种感器分布具有一定的规律性。首次发现在其柄节和梗节分布有蒲氏鬃毛,梗节上有刺形感器和分叉感器,鞭节第1-5亚节上分布有腔锥形感器。

关键词:黑斑双叉叶蝉;触角;感器;超微结构;扫描电镜

中图分类号:Q964 **文献标识码**:A **文章编号**:0454-6296(2018)10-1192-10

Observation of the antenna and antennal sensilla of adults of the leafhopper *Chlorotettix nigromaculatus* (Hemiptera: Cicadellidae) with scanning electron microscope

GUO Fu-Zhen[1], YUAN Shui-Xia[2], WANG He-Ran[1], GUO Ke-Jian[3,*] (1. Key Laboratory of Plant Protection Resources and Pest Integrated Management of the Ministry of Education, College of Plant Protection, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Henan Vocational College of Agriculture, Zhengzhou 451450, China; 3. Heze City Development Zone Experimental Primary School, Heze, Shandong 274000, China)

Abstract:【Aim】This study aims to compare antennae and the types, number, and distribution of the antennal sensilla between male and female adults of the leafhopper *Chlorotettix nigromaculatus*, so as to lay a basis for studying the behavior biology, chemical ecology and electrophysiology of this pest. 【Methods】The antennal morphology and the types, number, distribution and ultrastructure of antennal sensilla in *C. nigromaculatus* adults were observed under scanning electron microscope. 【Results】The

基金项目:国家自然科学基金项目(31402001);大型仪器设备新功能开发项目(dysb130215)

作者简介:郭付振,女,1977年生,山东单县人,博士,实验师,研究方向为昆虫系统学,E-mail: fzhg@nwsuaf.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: guokejian2018@sina.com

收稿日期 Received: 2018-04-26; 接受日期 Accepted: 2018-08-14

types, number, and distribution of the antennal sensilla are similar between male and female adults of *C. nigromaculatus*. The adult antenna of this leafhopper is bristle-like, and consists of scape, pedicel and flagellum. The scape and pedicel are short and wide, with numerous squamiformia denticles. The long and slender flagellum consists of 60 – 64 flagellomeres, and there are numerous squamiformia denticles on the 1st flagellomere. There are seven sensilla types on antennae, including Böhm bristles (BB), sensilla trichodea (ST), sensilla basiconica (SB), sensilla campaniformia (SCa), sensilla chaetica (SCh), sensilla coelocomica (SCo) and forficate sensilla (FS). Among them, the Böhm bristles are distributed on the basal scape and the lower-middle pedical, the sensilla trichodea Ⅰ and Ⅱ exist on the scape, pedical and the 3rd flagellomere, the sensilla basiconica are on the tips of the 1st and 2nd flagellomeres, the sensilla campaniformia Ⅰ and Ⅱ on the basal scape and the tips of the 3rd and 5th flagellomeres, the sensilla coelocomica Ⅰ and Ⅱ on the 1st – 5th flagellomeres, the sensilla trichodea Ⅰ and Ⅱ on the middle-upper pedicel and the tip of the 4th flagellomere, and the forficate sensillum on the basal pedicel. No differences were observed in the shapes and basic structures of the antennal sensilla between the male and female individuals. 【Conclusion】The types, distribution and number of the antennal sensilla between male and female adults of *C. nigromaculatus* are not significantly different. The distribution of various sensilla shows certain patterns. It was the first report for this leafhopper that the Böhm bristles are located on the scape and pedicel, the sensilla trichodea and forficate sensill are distributed on the pedical, and the sensilla coelocomica are distributed on the 1st – 5th flagellomeres.

Key words: *Chlorotettix nigromaculatus*; antenna; sensilla; ultrastructure; scanning electron microscope

触角不仅是昆虫重要的感觉器官，也是接受外来信号的主要器官，在觅食、求偶、避敌、导航、选择产卵场所等行为中均具有重要作用(马瑞燕和杜家纬, 2000; 那杰等, 2008)。昆虫对化学信号识别依赖触角上的嗅觉感受器，这些感器具有特异感受不同气味的功能。而这些功能主要通过触角上不同类型的感器实现。昆虫触角感受器的种类和结构以及感受性信息素的嗅觉感受器的功能和形态学研究，已经成为昆虫触角研究的重点(Schneider, 1964; Altner and Prillinger, 1980; Zacharuk, 1980; Chapman, 1982; Altner and Loftus, 1985; 于海忠, 2007)。研究昆虫触角感器的种类、分布、形态和功能，可以为探索昆虫的行为学奠定基础。

黑斑双叉叶蝉 *Chlorotettix nigromaculatus* 隶属于半翅目(Hemiptera)头喙亚目(Auchenorrhyncha)蝉子亚目(Cicadomorpha)叶蝉科(Cicadellidae)。蝉类昆虫具有典型的刺吸式口器，主要靠刺吸食植物的叶、茎汁液，可能使其坏死或枯萎，同时还可能传染病毒、病菌，造成健康植株感病，导致该类病害大面积流行，其危害远大于直接取食植株汁液，给农林业生产造成了巨大的损失(安德荣等, 1991; 张秦风等, 1993; Wilson and Davies, 1994)。黑斑双叉叶蝉在我国主要发生在贵州、云南、四川、甘肃、河南和江西；主要危害禾草和灌木，有些个体可能会迁移到其他的禾本科植物，例如水稻和玉米上，甚至一些果树上危害，并给水果产业造成较大经济损失(朱海涵, 2012)。

近年来，先后有高景林等(2002)、倪林和戴仁怀(2010)、张方梅等(2011)、戴仁怀等(2011)、Stacconi 和 Romani(2012)、苏梅等(2015)、乔利等(2015, 2016a, 2016b)等研究了约 10 种叶蝉的触角感器，仅发现触角感器有 4 种类型：毛形感器、锥形感器、钟形感器和腔锥形感器。柄节、梗节和鞭节的第 1 亚节布满鳞状突起，高景林等(2002)、倪林和戴仁怀(2010)、乔利等(2015, 2016a, 2016b)等认为是鳞状感器，与管氏肿腿蜂 *Scleroderma guani* 触角上的鳞形突起相同(田慎鹏和徐志强, 2003)，均为鳞形感器；而张方梅等(2011)认为，在条沙叶蝉 *Psammotettix striatus* 触角上的鳞状突起是表皮突起所形成的特殊构造，并不是感觉器官；Stacconi 和 Romani(2012)通过对葡萄带叶蝉 *Scaphoideus titanus* 触角的透射电镜观察，确认鳞状突起不具有感觉神经元，因而不属于感器。

目前对黑斑双叉叶蝉的研究主要以形态学为主(戴仁怀等, 2006)，但有关其触角和感器的超微结构研究尚未见报道。因此，本研究对黑斑双叉叶蝉雌雄成虫的触角外部形态及其感器的形态、数量、分布进行了观察比较，推测其功能，为揭示叶蝉寄主行为反应、识别机制，探索叶蝉防治新途径提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　供试标本

黑斑双叉叶蝉成虫(实验室饲养 6 ~20 代),由西北农林科技大学植物保护学院实验室提供。成虫若虫用盆栽的玉米幼苗在人工气候箱(25℃ ±1℃,光周期 14L∶10D, RH 75% ±5%)中饲养。

1.2　触角外部形态及触角感器扫描电镜观察

黑斑双叉叶蝉雌雄各 10 头成虫直接放到预冷的 2.5% 戊二醛溶液中,4℃ 下避光固定 4 h。固定后的样品用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.2)漂洗 6 次,不同浓度梯度的乙醇溶液(10% , 30% , 50% , 70% , 80% , 90% , 95% 和 100%) 脱水后,用叔丁醇-乙醇梯度溶液(1∶3, 1∶1和 3∶1, v/v)和 100% 叔丁醇置换。将样品冷冻干燥 2.5 h 后,用双面导电胶带粘到扫描电镜样品台上,放入真空喷涂仪中喷金,在 Hitachi S-3400N 型扫描电子显微镜(加速电压 3 ~15 kV)下观察并拍照。

1.3　数据分析

统计分析时,黑斑双叉叶蝉雌雄成虫各选取 10 个触角作为样本数量,触角柄节、梗节、鞭节第 1 -5 亚节、整体长度及感器测量的样本数量为 5 ~10 个触角或同种感器。感器的测量在 Hitachi-S3400N 扫描电镜的系统软件 SEM Data Manager (SDM)界面中进行;测量值按平均值和标准误(mean ± *SE*)的形式表现。平均值和标准误在统计分析软件 SPSS17.0 中完成。触角感器图片的标注和排版在软件 Photoshop CS4 界面中进行。

2　结果

2.1　黑斑双叉叶蝉成虫触角感器的种类和分布

黑斑双叉叶蝉的触角感器有蒲氏鬃毛(Böhm bristles, BB)、毛形感器(sensilla trichodea, ST)、锥形感器(sensilla basiconica, SB)、钟形感器(sensilla campaniformia, SCa)、刺形感器(sensilla chaetica, SCh)、腔锥形感器(sensilla coelocomica, SCo)、分叉感器(forficate sensilla, FS) 7 种感器。在整个触角体表布满众多的网粒体(brochosomes, Bs),直径约 0.40 ~0.55 μm。雌雄成虫间的触角结构及感器分布基本相同,无明显差异(图 1: B, C)。

2.2　黑斑双叉叶蝉成虫触角的外部形态

黑斑双叉叶蝉雌、雄成虫的触角感器两性间无差异,均呈刚毛状,包括柄节(scape)、梗节(pedicel)和鞭节(flagellum) 3 部分,鞭节分为众多亚节,雌虫触角全长约为 1.30 mm(图 1: A),雄虫全长约为 1.25 mm(图 1: B)。柄节近似钟状连接着头壳,最粗短,雌虫长约 69.21 ±1.56 μm,雄虫长约 63.05 ±1.72 μm,基部被膜质的触角窝包裹,柄节基部有蒲氏鬃毛、毛形感器及鳞形突起(图 1: B, C, H)。梗节连接于柄节端部凹窝内,呈圆柱形,雌虫长约 108.57 ±6.08 μm,雄虫长约 105.17 ±5.56 μm(表 1)。整个梗节表面分布有与柄节上相似的鳞形突起(图 1: A -C, H),毛形感器(图 1: D, G),1 根分叉感器(图 1: J),在接近梗节端部着生有 3 ~5 根刺形感器(图 1: H, I)。鞭节细长,远长于柄节与梗节,鞭节第 1 亚节基部较细,以细短柄与梗节相连,端部膨大;鞭节分为众多亚节,约 60 ~64 亚节,前 4 亚节较膨大,其后各亚节逐渐变得很细,第 1 和 2 亚节上各有 1 个锥形感器(图 2: A -C),第 3 亚节上着生 1 毛形感器(图 2: D),第 4 亚节上着生 1 根刺形感器(图 2: D, E),第 1 -5 亚节上着生腔锥形感器(图 2: F, G),第 4 和 5 亚节上各亚节端部着生 1 钟形感器(图 2: H),各亚节连接处着生有表皮突起,其余各亚节无感器。鞭节第 1 亚节上着生有鳞形突起(图 2: C)。

表 1　黑斑双叉叶蝉成虫触角各节长度及端部直径

Table 1　Length and the apical diameter of various antennal segments of *Chlorotettix nigromaculatus*

性别 Sex	柄节长/端部直径 Scape length/apical diameter (μm)	梗节长/端部直径 Pedicel length/apical diameter (μm)	鞭节第 1 -5 亚节长/端部直径(μm) Flagellomere Ⅰ - Ⅴ length/apical diameter					其余鞭节长 Length of other flagellomeres (μm)
			F1	F2	F3	F4	F5	
雌 Female	69.21 ±1.56/ 67.06 ±6.03	108.57 ±6.08/ 49.30 ±1.83	57.70 ±5.70/ 28.97 ±0.40	33.64 ±2.14/ 24.34 ±0.81	23.52 ±1.25/ 22.82 ±0.42	25.08 ±0.56/ 18.50 ±1.23	23.87 ±0.57/ 14.46 ±0.46	862.50 ±21.84
雄 Male	63.05 ±1.72/ 59.63 ±1.44	105.17 ±5.56/ 49.18 ±4.02	59.82 ±0.52/ 31.57 ±0.86	35.78 ±0.53/ 25.55 ±0.83	24.90 ±1.00/ 23.17 ±0.88	25.17 ±0.61/ 17.77 ±0.70	23.70 ±0.77/ 14.49 ±0.36	626.26 ±35.79

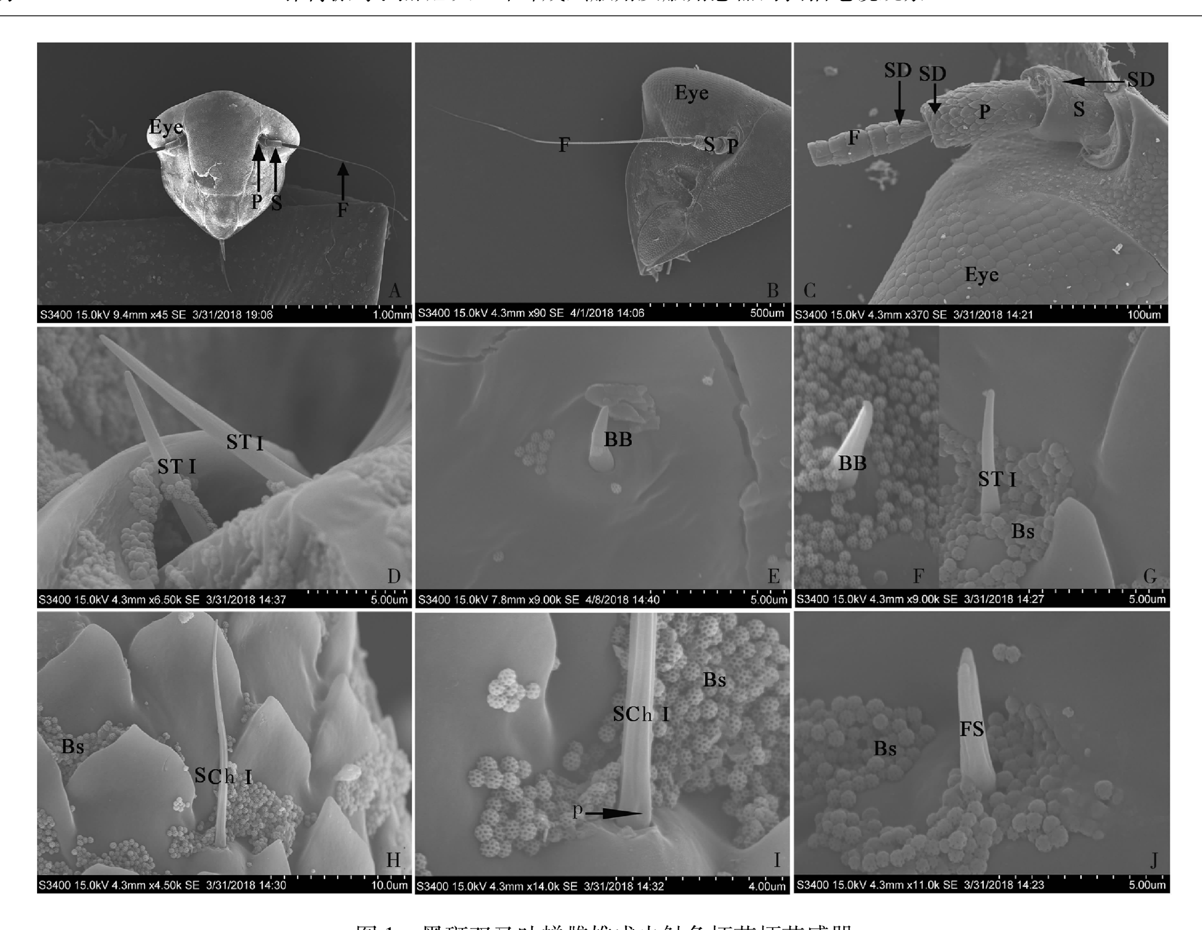


图 1　黑斑双叉叶蝉雌雄成虫触角柄节梗节感器

Fig. 1　Antennal sensilla on the scape and pedicel of female and male adults of *Chlorotettix nigromaculatus*

A：雌虫触角整体腹面观 Female antenna，ventral view；B：雄虫触角整体侧面观 Male antenna，lateral view；C：雌虫柄节、梗节和部分鞭节 Scape，pedicel and part of flagellum of female；D：雌虫柄节基部毛形感器 Sensilla trichoidea on scape base of female；E：雌虫柄节基部蒲氏鬃毛 Böhm bristles on scape base of female；F：雌虫梗节基部蒲氏鬃毛 Böhm bristles on pedicel base of female；G：雌虫梗节基部毛形感器 Ⅰ Sensillum trichoide Ⅰ on pedicel base of female；H：雌虫梗节基部刺形感器 Ⅰ Sensillum chaeticum Ⅰ（SCh Ⅰ）on pedicel base of female；I：雌虫梗节基部刺形感器 Ⅰ 基端局部 Basal portion of sensillum chaeticum Ⅰ on pedicel base of female；J：雌虫梗节基部分叉感器 Forficate sensillum on pedicel base of female. BB：蒲氏鬃毛 Böhm bristles；Bs：网粒体 Brochosomes；Eye：复眼 Compound eye；F：鞭节 Flagellum；p：孔 Pore；P：梗节 Pedicel；S：柄节 Scape；SD：鳞状突起 Squamiformia denticles；ST Ⅰ：毛形感器 Ⅰ Sensillum trichoideum Ⅰ.

2.3　黑斑双叉叶蝉成虫触角感器的形态和超微结构

2.3.1　蒲氏鬃毛(BB)：着生于触角表皮下陷形成的凹窝内，短刺状，垂直于触角表面，端部稍钝，光滑无孔。分布在雌雄成虫柄节的基部及梗节的中下端部，柄节 BB 雌虫长 2.44 ±0.01 μm，雄虫长 2.29 ±0.17 μm；梗节 BB 雌虫长 3.98 ±0.82 μm，雄虫长 4.13 ±0.52 μm(表 2)。

2.3.2　刺形感器(SCh)：外形如刺，直立于触角表面，刺形感器在梗节分布的数量最多，在鞭节第 4 亚节上分布 1 根。根据感器外部形态特征可分为 2 个亚型。SCh Ⅰ 着生在梗节中上部，基部具丘状的底座，由基部到端部逐渐变细，体壁有明显纵脊，纵脊呈棱形，基部有孔，雌虫长约 17.68 ±6.35 μm，基部直径 0.99 ±0.12 μm；雄虫长 18.24 ±6.84 μm，基部直径 1.16 ±0.17 μm(N =6)。着生在鞭节第 4 亚节上的 SCh Ⅱ 较梗节的粗，且短，基部较粗，端部稍钝，雌虫 SCh Ⅱ 长 9.95 ±0.22 μm，基部直径 1.29 ±0.01 μm；雄虫长 9.89 ±0.21 μm，基部直径 1.31 ±0.01 μm(N =6)(表 2)。

2.3.3　锥形感器(SB)：锥形感器呈圆锥状、不弯曲，较毛形感器短、粗，端部稍钝，长约 8.88 ±0.17 ~ 11.70 ±0.10 μm，基部直径约 2.87 ±0.35 ~ 3.19 ±0.06 μm(N =6)(表 2)，生长于表皮隆起的圆形凹窝中，数量较少，与触角轴约成 30°夹角，分别位于鞭节的第 1 和 2 亚节近端部外侧(图 2：A – C)，与鞭节第 3 亚节的毛形感器排成一列(图 2：D)。

2.3.4　钟形感器(SCa)：钟形感器分布在柄节基部

和鞭节第 3 和 5 亚节端部，由触角表皮微隆形成凹陷的圆形小穴，呈半球状，表面光滑。钟形感器共 2 种类型，其中 SCa Ⅰ 型外围表皮隆起形成不规则环状厚壁边缘，中心表面突起，中间有孔。SCa Ⅱ 型由表皮深陷而形成一层不完整的后表皮环，圆形，中间无孔，整体呈扁平硬币状，雌虫钟形感器直径为 3.11 ±0.25 μm（N =6），雄虫为 3.23 ±0.43 μm（N =6）。

2.3.5 腔锥形感器（SCo）：腔锥形感器是一类具孔感觉锥位于表皮凹陷中的感受器，分布在触角鞭节的腹部和外侧面。根据外形可分为两类：SCo Ⅰ，形状像菊花瓣状，表皮下陷成浅圆腔，腔的中心有直立的感觉锥。圆腔周围有 12 ~14 个花瓣状的缘，缘光滑，通常呈弓形向中心弯曲（图 2：C, F, G），直径约 2.42 ±0.49 ~2.46 ±0.73 μm（表 2）；SCo Ⅱ，呈小椭圆形，圆腔周围有 2 ~6 个花瓣状的缘，缘光滑着生在刺形表皮突起中部或散生在鞭节，其表皮凹陷（图 2：G）。

2.3.6 毛形感器（ST）：基部生长于表皮隆起的圆形凹窝中，分布于柄节、梗节和鞭节，其中柄节基部近凹窝处有 2 根 ST，雌虫长约 7.98 ±1.09 μm，雄虫长约 8.03 ±1.44 μm（N =10）；在梗节中下部及近端部各有 1 根 ST（图 1：D－G），雌虫长约 6.06 ±0.70 μm，雄虫长约 4.13 ±0.52 μm（N =10）；鞭节的第 3 亚节上着生有 1 根 ST（图 2：A, D），雌虫长约 40.98 ±3.91 μm，雄虫长约 40.85 ±1.77 μm（N =10）。观察发现，不同着生部位的毛形感器形态略有差异，柄节毛形感器成对出现，梗节的毛形感器较短，垂直于触角表面，端部直；鞭节上的毛形感器着生于第 3 亚鞭节的外侧端部，略粗，端部较钝，向前倾斜，略呈弧形弯曲，与鞭节表面的夹角为 30° ~50°，雌虫长 40.98 ±3.91 μm，雄虫长 40.85 ±1.77 μm，基部直径：雌虫 3.22 ±0.09 μm，雄虫 3.40 ±0.04 μm（N =10）（表 2）。

表 2 黑斑双叉叶蝉成虫触角鞭节感器的形态特征

Table 2 Morphological characteristics of antennal sensilla of *Chlorotettix nigromaculatus* adults

感器类型 Type of sensilla	性别 Sex	分布 Distribution	感器形态特征 Morphological characteristics of sensilla					
			长度（μm） Lengh	基部直径（μm） Basal diameter	顶端 Tip	外壁 Wall	形状 Shape	基窝 Socket
蒲氏鬃毛 Böhm bristles （BB）	雌 Female	柄节 Scape	2.44 ±0.01	1.03 ±0.01	稍钝 Dullish	光滑 Smooth	直立 Straight	狭窄 Tight
		梗节 Pedicel	3.98 ±0.82	1.12 ±0.12	稍钝 Dullish	光滑 Smooth	直立 Straight	宽阔 Wide
	雄 Male	柄节 Scape	2.29 ±0.17	1.03 ±0.01	稍钝 Dullish	光滑 Smooth	直立 Straight	狭窄 Tight
		梗节 Pedicel	4.13 ±0.52	1.31 ±0.13	稍钝 Dullish	光滑 Smooth	直立 Straight	宽阔 Wide
刺形感器 Sensilla chaetica （SCh）	雌 Female	梗节 Pedicel	17.68 ±6.35	0.99 ±0.12	稍尖 Subacute	棱形纵脊 Prismatic longitudinal ridges	微弯曲 Slightly curbed	宽阔 Wide
		鞭节第 4 亚节 Flagellomere Ⅳ of flagellum	9.95 ±0.22	1.29 ±0.01	稍钝 Dullish	棱形纵脊 Prismatic longitudinal ridges	直立 Straight	狭窄 Tight
	雄 Male	梗节 Pedicel	18.24 ±6.84	1.16 ±0.17	稍尖 Subacute	棱形纵脊 Prismatic longitudinal ridges	微弯曲 Slightly curbed	宽阔 Wide
		鞭节第 4 亚节 Flagellomere Ⅳ of flagellum	9.89 ±0.21	1.31 ±0.01	稍钝 Dullish	棱形纵脊 Prismatic longitudinal ridges	直立 Straight	狭窄 Tight

续表 2 Table 2 continued

感器类型 Type of sensilla	性别 Sex	分布 Distribution	感器形态特征 Morphological characteristics of sensilla					
			长度(μm) Lengh	基部直径(μm) Basal diameter	顶端 Tip	外壁 Wall	形状 Shape	基窝 Socket
锥形感器 Sensilla basiconica (SB)	雌 Female	鞭节第 1 亚节 Flagellomere Ⅰ of flagellum	9.19 ±0.17	2.87 ±0.35	圆润 Blunt	光滑 Smooth	直立 Straight	宽阔 Wide
		鞭节第 2 亚节 Flagellomere Ⅱ of flagellum	11.70 ±0.10	3.06 ±0.10	圆润 Blunt	光滑 Smooth	直立 Straight	宽阔 Wide
	雄 Male	鞭节第 1 亚节 Flagellomere Ⅰ of flagellum	8.88 ±0.17	2.98 ±0.30	圆润 Blunt	光滑 Smooth	直立 Straight	宽阔 Wide
		鞭节第 2 亚节 Flagellomere Ⅱ of flagellum	9.85 ±1.16	3.19 ±0.06	圆润 Blunt	光滑 Smooth	直立 Straight	宽阔 Wide
钟形感器 Sensilla campaniformia (SCa)	雌 Female	鞭节第 3 –5 亚节 Flagellomere Ⅲ – Ⅴ of flagellum	3.11 ±0.25	圆润 Blunt	光滑 Smooth	扁平硬币状 Flat coin-like	宽阔 Wide	
	雄 Male	鞭节第 3 –5 亚节 Flagellomere Ⅲ – Ⅴ of flagellum	3.23 ±0.43	圆润 Blunt	光滑 Smooth	扁平硬币状 Flat coin-like	宽阔 Wide	
腔锥形感器 Sensilla coelocomica (SCo)	雌 Female	鞭节第 1 –5 亚节 Flagellomere Ⅰ – Ⅴ of flagellum	2.42 ±0.49	无 Without	具缘 Enclosed by cuticular fringe	扁平花瓣状 Flat petal-like	无 Without	
	雄 Male	鞭节第 1 –5 亚节 Flagellomere Ⅰ – Ⅴ of flagellum	2.46 ±0.73	无 Without	具缘 Enclosed by cuticular fringe	扁平花瓣状 Flat petal-like	无 Without	
毛形感器 Sensilla trichodea (ST)	雌 Female	柄节 Scape	7.98 ±1.09	1.17 ±0.03	稍尖 Subacute	光滑 Smooth	微弯曲 Slightly curbed	狭窄 Tight
		梗节 Pedicel	6.06 ±0.70	1.02 ±0.13	圆润 Blunt	光滑 Smooth	直立 Straight	宽阔 Wide
		鞭节第 3 亚节 Flagellomere Ⅲ of flagellum	40.98 ±3.91	3.22 ±0.09	圆润 Blunt	光滑 Smooth	微弯曲 Slightly curbed	狭窄 Tight
	雄 Male	柄节 Scape	8.03 ±1.44	0.73 ±0.15	稍尖 Subacute	光滑 Smooth	微弯曲 Slightly curbed	狭窄 Tight
		梗节 Pedicel	4.13 ±0.52	0.94 ±0.08	圆润 Blunt	光滑 Smooth	直立 Straight	宽阔 Wide
		鞭节第 3 亚节 Flagellomere Ⅲ of flagellum	40.85 ±1.77	3.40 ±0.04	圆润 Blunt	光滑 Smooth	微弯曲 Slightly curbed	狭窄 Tight
分叉感器 Forficate sensilla (FS)	雌 Female	梗节 Pedicel	4.68 ±1.14	1.21 ±0.09	圆润 Blunt	稀疏纵脊 Sparse longitudinal ridges	直立 Straight	狭窄 Tight
	雄 Male	梗节 Pedicel	4.63 ±0.08	1.19 ±0.02	圆润 Blunt	稀疏纵脊 Sparse longitudinal ridges	直立 Straight	狭窄 Tight

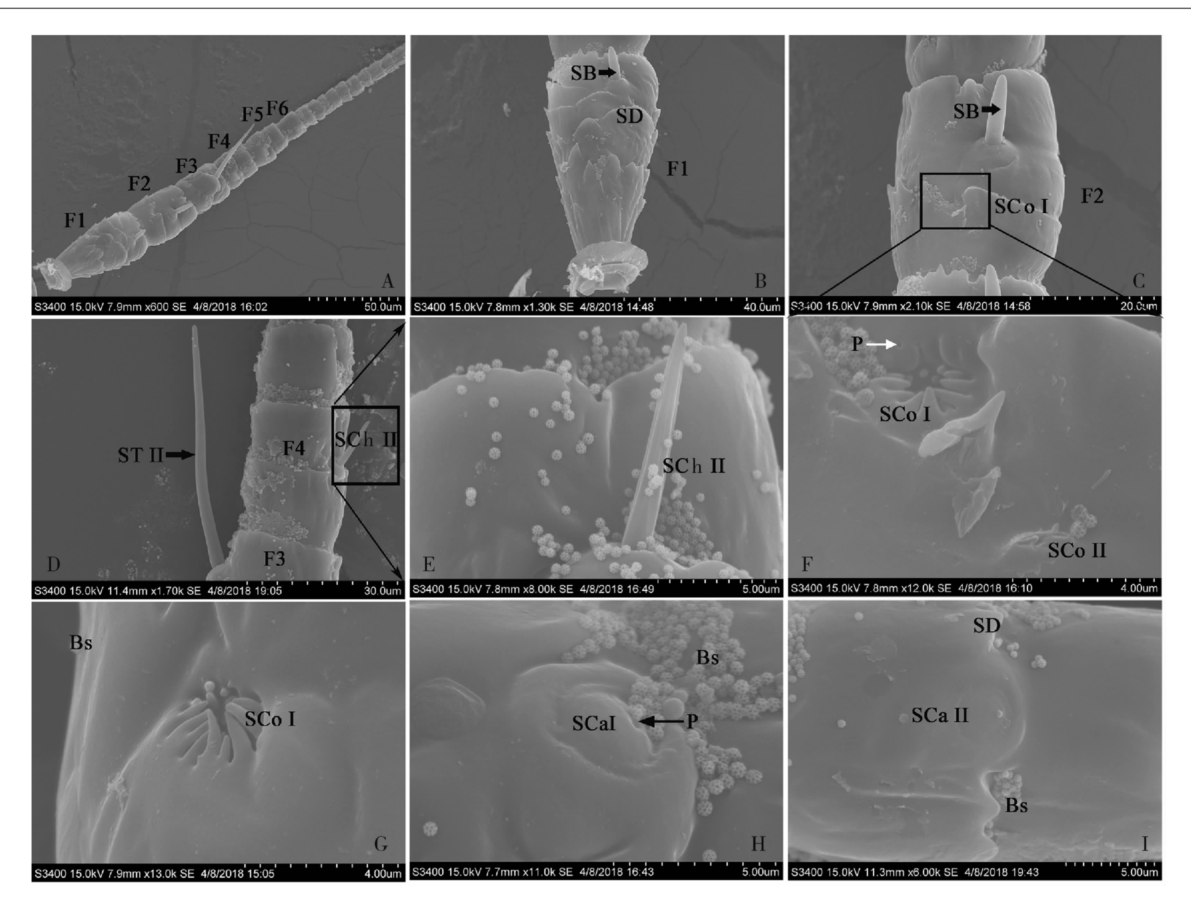


图 2 黑斑双叉叶蝉雌雄触角成虫鞭节感器

Fig. 2 Antennal sensilla on the flagellum of female and male adults of *Chlorotettix nigromaculatus*

A. 雌虫鞭节，示鞭节第 1 - 6 亚节及部分亚节 Flagellum of female, showing flagellomeres Ⅰ - Ⅵ and partial flagellometers; B. 雌虫鞭节第 1 亚节，示锥形感器和鳞状突起 Flagellomere Ⅰ (F1) of female, showing sensillum basiconicum (SB) and squamiformia denticles (SD); C. 雌虫鞭节第 2 亚节的锥形感器 Sensillum basiconicum (SB) on flagellomere Ⅱ of female; D. 雌虫鞭节第 3 亚节的毛形感器和第 4 亚节的刺形感器 Sensillum trichode (ST) on flagellomere Ⅲ, and sensillum chaeticum (SCh) on flagellomere Ⅳ of female; E. 雌虫鞭节第 4 亚节，图 D 的刺形感器的放大 Flagellomere Ⅳ of female, magnification of the sensillum chaeticum of figure D; F, G: 分别示雌虫和雄虫鞭节上的腔锥形感器 Ⅰ 和 Ⅱ Sensilla coelocomica (SCo Ⅰ, SCo Ⅱ) on flagellum of female and male, respectively. 图 F 是图 C 方框内的腔锥形感器 Ⅰ 的放大图 Figure F is the magnification of the sensillum coelocomicum Ⅰ (SCo Ⅰ) of the inside box of figure C. H. 雌虫鞭节第 3 节钟形感器 Ⅰ Sensillum campaniform Ⅰ (SCa Ⅰ) on flagellomere Ⅲ of female; I. 雄虫鞭节第 5 亚节的钟形感器 Ⅱ Sensillum campaniform Ⅱ (SCa Ⅱ) on flagellomere Ⅴ of male. Bs: 网粒体 Brochosomes; F1 - F6: 分别为鞭节第 1 - 6 亚节 Flagellomeres Ⅰ - Ⅵ of flagellum, respectively. P: 孔 Pore.

2.3.7 分叉感器(FS):位于表皮凹陷中的感受器,从基部到端部有稀疏不间断的纵纹,从近基部变扁到端部分叉呈掌状,分布在梗节的中部。分叉感器雌虫长 4.68 ± 1.14 μm,雄虫长 4.63 ± 0.08 μm(表 2)。

2.3.8 鳞状突起(squamifornia denticles, SD):主要分布在柄节、梗节以及鞭节第 1 亚节,贴于触角表皮。雌、雄虫间结构相似。其功能未见报道。

3 讨论

本研究首次对黑斑双叉叶蝉的触角超微结构进行了观察,结果表明:黑斑双叉叶蝉的触角形态为典型的刚毛状触角,包括柄节、梗节和鞭节 3 部分;在柄节分布有蒲氏鬃毛、钟形感器和毛形感器,梗节分布蒲氏鬃毛、分叉感器、毛形感器和大量的刺形感器,鞭节上分布有刺形感器、毛型感器、锥形感器、腔锥形感器、钟形感器及孔等感器;在柄节、梗节及鞭节第 1 亚节上分布有鳞状突起。蒲氏鬃毛可能是一种感受重力的机械感器,可以监测触角的柄节、梗节和鞭节在基部通过变形、震动或其他的运动,一旦遇到机械刺激,能够缓冲重力的作用力,从而控制触角的方向和升降的速度(Schneider, 1964)。腔锥形感器形态在不同的昆虫个体之间略有差异。腔锥形感器一般具有感受水分、二氧化碳、湿度和识别植物气味等功能(Bruce and Cork, 2001; Park and Hardie, 2002),有接受冷刺激的嗅觉细胞,但是具体功能很

难确定（Altner *et al*., 1983；Bleeker *et al*., 2004）；钟形感器被认为是本体感受器，能够感受角质层的机械形变（Mclver, 1975），一般在触角上分布较少，主要对表皮的变化立即做出反应（Schneider, 1964；于海忠，2007），蚜虫触角上钟形感器具有感受鞭节运动时产生压力的功能（Dunn, 1978）。黑斑双叉叶蝉触角的钟形感器分布在柄节和鞭节上，推测柄节和鞭节具有感受温湿度、嗅觉和本体感受的功能（图 2：H，I）（Chapman and Pankhurst, 1967；Dietz and Humphreys, 1971）。

锥形感器具有嗅觉受体的功能（Zacharuk, 1985），因为表面有较多孔和树突分支，内有丰富的神经细胞，特别是对植物气味刺激有感受作用（Lopes *et al*., 2002），在寄主选择中发挥重要作用。黑斑双叉叶蝉的锥形感器分布于鞭节上，形状有差异，在鞭节上着生的位置没有规律，可能与其寄主选择有关。葡萄带叶蝉鞭节上也有形状不同的 2 种锥形感器，经透射电镜观察，发现都有感受嗅觉刺激的功能，被认为与寄主专一性有关（Stacconi and Romani, 2012）。优雅粗端叶蝉鞭节上的 3 种锥形感器，推测可能也是嗅觉感受器（苏梅等，2015）。

毛形感器被认为是许多昆虫触角上数量多、分布广的感器，Aljunid 和 Anderson（1983）认为，梗节上的毛形感器是化学受体，而柄节上的毛形感器类似于蒲姆氏鬃，因此具有本体感受器的功能（Schneider, 1964）。在叶蝉科触角的研究中，毛形感器较为常见，在已报道的叶蝉触角上均有发现（高景林等，2002；于海忠，2007；倪林和戴仁怀，2010；张方梅等，2011；戴仁怀等，2011；Stacconi and Romani, 2012；苏梅等，2015；乔利等，2015，2016a，2016b），葡萄带叶蝉触角鞭节的该感器具有化学接受功能（Stacconi and Romani, 2012），由此可知，该毛形感器具有感受化学刺激的功能。

刺形感器是梗节分布最丰富的感器，存在两性的触角表面上。在一些寄生蜂中刺形感器的形态与所报道的刺形感器一致（Van Baaren *et al*., 1999；Gao *et al*., 2007）。研究证明在雌雄两性刺形感器内腔里既没有发现孔也没有感觉神经元。以前的研究表明，感觉功能可以从孔的数量推导出来（Keil, 1999；Bleeker *et al*., 2004）。因此，可以推测刺形感器是具有触觉功能的机械感受器，其可以感知基质纹理、运动和风向的差异（Isidoro *et al*., 1996）。然而，其他作者已经提出，这种类型的感觉器可以感知化学刺激并充当嗅觉、味觉受体（Amornsak *et al*., 1998；Romani *et al*., 2009）。而 Schneider（1964）认为是机械感器，可以感受触角位置，后来研究证明它对机械震动有反应，具有选择行为环境、求偶微环境和适宜场所选择等。研究证明刺形感器即是一种机械感器，能够感受触角位置，会对机械震动有反应，会感知化学刺激对选择行为、求偶微环境和适宜场所选择等有重要作用。

叶蝉的所有主要亚科都会产生网粒体（钟海英等，2011；吕召云和杨茂发，2011；乔利等，2016b），是许多蝉亚科昆虫马氏管分泌的特殊颗粒状物质，用足“涂抹”于体表或卵壳表面，进行“美容”或损伤修复，并可能保护虫体不被粘性排泄物粘住、免遭其他环境因子（干燥、温度变动或太阳辐射）和病原菌、捕食者或寄生物的危害（Günthart, 1977；Rakitov, 1995, 2002；Humphrey and Dworakowska, 2002）。很多叶蝉种类产生具有独特网格表面的类球形网粒体，直径约 0.5 μm。然而，一般来说，网粒体的大小、形状和结构在不同的叶蝉种之间各不相同（Rakitov, 1995）。本研究只是对黑斑双叉叶蝉触角感器的超微形态做了扫描电镜观察，有关各类感器的功能主要依据其形态和分布以及相关资料推测而来，具有一定的局限性，因此还需借助透射电镜技术等进行深入的观察和研究。

致谢　感谢西北农林科技大学植物保护学院吕林博士给予鉴定标本。

参考文献（References）

Aljunid SF, Anderson M, 1983. Utrastructure of sensilla on the antennal pedicel of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* Stål (Insecta: Homoptera). *Cell Tissue Res*., 228(2): 313–322.

Altner A, Loftus R, 1985. Ultrastructure and function of insect thermo- and hygroreceptors. *Annu. Rev. Entomol*., 30: 273–295.

Altner A, Prillinger L, 1980. Ultrastructure of invertebrate chemo-, thermo-, and hygroreceptors and its functional significance. *Int. Rev. Cytol*., 67: 69–139.

Altner A, Schaller-Selzer L, Stetter H, Wohlrab I, 1983. Poreless sensilla with inflexible sockets: a comparative study of a fundamental type of insect sensilla probably comprising thermo- and hygroreptors. *Cell Tissue Res*., 234(2): 279–307.

Amornsak W, Cribb B, Gordh G, 1998. External morphology of antennal sensilla of *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol*., 27(2): 67–82.

An DR, Wei NS, Zhang QF, Zhang R, Zhu XS, 1991. The first report to wheat mycoplasma like-organism blue dwarf disease (WMBD).

Acta Phytopath. Sin., 21(4): 263 - 266. [安德荣, 魏宁生, 张秦风, 张荣, 朱象三, 1991. 小麦兰矮病病原物——类菌原体的初报. 植物病理学报, 21(4): 263 - 266]

Bleeker MAK, Smid HM, Van Aelst AC, Van Loon JJA, 2004. Antennal sensilla of two parasitoid wasps: a comparative scanning electron microscopy study. *Micr. Res. Tech.*, 63(5): 266 - 273.

Bruce TJ, Cork A, 2001. Electrophysiological and behavioral responses of female *Helicoverpa armigera* to compounds identified in flowers of African marigold, *Tagetes erecta*. *J. Chem. Ecol.*, 27(6): 1119 - 1131.

Chapman KM, Pankhurst JH, 1967. Conduction velocity and their temperature coefficients in sensory nerve fibers of cockroach legs. *J. Exp. Biol.*, 46: 63 - 84.

Chapman RF, 1982. Chemoreception: the significance of receptor numbers. *Adv. Insect Physiol.*, 16: 247 - 356.

Dai RH, Li ZZ, Chen XX, 2006. One new genus and species of Euscelinae (Hemiptera, Cicadeliidae) from Guizhou, China. *Acta Zootaxon. Sin.*, 31(3): 592 - 594. [戴仁怀, 李子忠, 陈学新, 2006. 中国殃叶蝉亚科——新属新种(半翅目, 叶蝉科). 动物分类学报, 31(3): 592 - 594]

Dai RH, Ni L, Zhang W, 2011. Morphological characteristics of several sensilla of *Nephotettix cincticeps*. *Southwest China J. Agric. Sci.*, 24(3): 1163 - 1166. [戴仁怀, 倪林, 张伟, 2011. 黑尾叶蝉几种感器的电镜扫描观察, 西南农业学报, 24(3): 1163 - 1166]

Dietz A, Humphreys WJ, 1971. Scanning electron microscopic studies of antennal receptors of the worker honey bee, including sensilla campaniformia. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 64(4): 919 - 925.

Dunn JA, 1978. Antennal sensilla of vegetable aphids. *Entomol. Exp. Appl.*, 24(3): 148 - 149.

Gao JL, Zhao DX, Chen ZM, Li JS, 2002. Scanning electron microscope observation on the antennal chemical sense organs of *Empoasca* (*Empoasca*) *vitis* (Gohe). *Entomol. J. East China*, 11(1): 36 - 38. [高景林, 赵冬香, 陈宗懋, 李江颂, 2002. 假眼小绿叶蝉触角化感器的扫描电镜观察. 华东昆虫学报, 11(1): 36 - 38]

Gao Y, Luo LZ, Hammond A, 2007. Antennal morphology, structure and sensilla distribution in *Microplitis pallidipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Micron*, 38(6): 684 - 693.

Günthart H, 1977. Einfluss der insektenalters auf bestimmungsmerkmale. Biotaxonomische und raster-elektronenmikroskopische untersuchungen bei Kleinzikaden (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae). *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, 50: 189 - 201.

Humphrey EC, Dworakowska I, 2002. The natural history of brochosomes in Yakuza (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae, Typhlocybinae, Erythroneurini). *Denisia*, 4: 433 - 454.

Isidoro N, Bin F, Colazza S, Vinson SB, 1996. Morphology of antennal gustatory sensilla and glands in some parasitoids Hymenoptera with hypothesis on their role in sex and host recognition. *J. Hym. Res.*, 5: 206 - 239.

Keil TA, 1999. Morphology and development of the peripheral olfactory organs. In: Hansson BS ed. Insect Olfaction. Springer, Heidelberg. 5 - 47.

Lopes O, Barata EN, Mustaparta H, 2002. Fine structure of antennal sensilla basiconica and their detection of plant volatiles in the eucalyptus woodborer, *Phoracantha semipunctata* Fabricius (Culeoptera: Cerambycidae). *Arthropod Struct. Dev.*, 31(1): 1 - 13.

Lv ZY, Yang MF, 2011. Scanning electron microscopy observation on the brochosomes of *Cicadella viridis*. *Guizhou Agric. Sci.*, 39(6): 80 - 82. [吕召云, 杨茂发, 2011. 大青叶蝉刺体的扫描电镜观察. 贵州农业科学, 39(6): 80 - 82]

Ma RY, Du JW, 2000. Insect antenna sensilla. *Entomol. Knowl.*, 37(3): 179 - 183. [马瑞燕, 杜家纬, 2000. 昆虫的触角感器. 昆虫知识, 37(3): 179 - 183]

Mclver SB, 1975. Structure of cuticular mechanoreceptors of arthropods. *Annu. Rev. Entomol.*, 20(1): 381 - 397.

Na J, Yu WX, Li YP, Dong X, Jiao J, 2008. Types and physiological ecology significance of insect antenna sensilla. *J. Shenyang Norm. Univ.* (*Nat. Sci.*), 26(2): 213 - 216, 218. [那杰, 于维熙, 李玉萍, 董鑫, 焦娇, 2008. 昆虫触角感器的种类及其生理生态学意义. 沈阳师范大学学报(自然科学版), 26(2): 213 - 216, 218]

Ni L, Dai RH, 2010. Scanning electron microscope observation on the antennal chemosensilla of three leafhopper species. *J. Mountain Agric. Biol.*, 29(1): 88 - 90. [倪林, 戴仁怀, 2010. 三种叶蝉触角化感器扫描电镜观察. 山地农业生物学报, 29(1): 88 - 90]

Park KC, Hardie J, 2002. Functional specialization and polyphenism in aphid olfactory sensilla. *J. Insect Physiol.*, 48(5): 527 - 535.

Qiao L, Pan ZL, Lv YH, Zhang LX, Xia MC, Guo XY, Li M, 2015. Antennae and types of antennal sensilla of leafhopper *Empoasca sakaii* Dworakowska. *Plant Fiber Sci. China*, 37(2): 95 - 99. [乔利, 潘兹亮, 吕玉虎, 张丽霞, 夏明聪, 郭晓彦, 李梅, 2015. 板井小绿叶蝉触角形态及其感器类型. 中国麻业科学, 37(2): 95 - 99]

Qiao L, Qin DZ, Ren HL, Xia MC, Li HL, Lu ZC, 2016a. Scanning electron microscope observation on antennal chemosensilla of two leafhopper species. *Southwest China J. Agric. Sci.*, 29(1): 85 - 88. [乔利, 秦道正, 任红楼, 夏明聪, 李慧龙, 卢兆成, 2016a. 2 种小绿叶蝉触角化感器的扫描电镜观察. 西南农业学报, 29(1): 85 - 88]

Qiao L, Zhang L, Qin DZ, Li BL, Lu ZL, Li HL, Xia MC, 2016b. Ultramorphology of antennae sensilla and brochosomes on adult antennae of *Empoasca onukii* Matsuda. *Acta Agric. Bor.-Occid. Sin.*, 25(3): 471 - 476. [乔利, 张丽, 秦道正, 李伯辽, 卢兆龙, 李慧龙, 夏明聪, 2016b. 小贯小绿叶蝉成虫触角感器及网粒体的超微形态. 西北农业学报, 25(3): 471 - 476]

Rakitov RA, 1995. The covering formed by brochosomes on the cuticle of leafhoppers (Homoptera, Cicadellidae). *Entomol. Rev.*, 74(1): 90 - 103.

Rakitov RA, 2002. What are brochosomes for? An enigma of leafhoppers (Hemiptera, Cicadellidae). *Denisia*, 4: 411 - 432.

Romani R, Rossi Stacconi MV, Riolo P, Isidoro N, 2009. The sensory

structures of the antennal flagellum in *Hyalesthes obsoletus* (Hemipter: Fulgoromorpha: Cicadellidae): a functional reduction. *Arthropod Struct. Devel.*, 38(6): 473-783.

Schneider D, 1964. Insect antennae. *Annu. Rev. Entomol.*, 9: 103-122.

Stacconi MV, Romani R, 2012. Antennal sensory structures in *Scaphoideus titanus* Ball (Hemiptera: Cicadellidae). *Micr. Res. Tech.*, 75(4): 458-466.

Su M, Shi LQ, Dai W, 2015. Ultra-morphology of antennal sensilla of adult leafhopper *Taurotettix elegans* (Melichar) (Hemiptera: Cicadellidae). *J. Northwest A&F Univ.* (*Nat. Sci. Ed.*), 43(11): 105-112. [苏梅，师刘琦，戴武，2015. 优雅粗端叶蝉成虫触角感器的超微形态研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，43(11): 105-112]

Tian SP, Xu ZQ, 2003. Scanning electron microscopic observation of sensilla on the antenna of *Scleroderma guani*. *Entomol. Knowl.*, 40(1): 59-62. [田慎鹏，徐志强，2003. 管氏肿腿蜂触角感器的扫描电镜观察. 昆虫知识，40(1): 59-62]

Van Baaren J, Boivin G, Le Lannic J, Nénon JP, 1999. Comparison of antennal sensilla of *Anaphes victus* and *A. listronoti* (Hymenoptera, Mymaridae), egg parasitoids of Curculionidae. *Zoomorphology*, 119(1): 1-8.

Wilson TMA, Davies JW, 1994. New roads to crop protection against viruses. *Outlook Agric.*, 23(1): 33-39.

Yu HZ, 2007. Research progress of insect antennal sensilla. *J. Anhui Agric. Sci.*, 35(14): 4238-4240, 4243. [余海忠，2007. 昆虫触角感受器研究进展. 安徽农业科学，35(14): 4238-4240, 4243]

Zacharuk RY, 1980. Ultrastructure and function of insect chemosensilla. *Annu. Rev. Entomol.*, 25: 27-47.

Zacharuk RY, 1985. Sensory organs: cuticular sensilla. In: Kerkut GA, Gilbert LI eds. Comparative Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, Vol. 6. Pergamon Press, Oxford. 1-69.

Zhang FM, Huang ZB, Zhao LQ, Dai W, 2011. Morphological characters of antennae and types of antennal sensilla of the vector leafhopper *Psammotettix striatus* (L.) (Hemiptera, Deltocephalinae). *J. Northwest A&F Univ.* (*Nat. Sci. Ed.*), 39(9): 175-180. [张方梅，黄忠宝，赵立嵚，戴武，2011. 条沙叶蝉触角形态及其感器类型. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，39(9): 175-180]

Zhang QF, Zhang R, Ren ZY, Ma YL, Zhu XS, 1993. Wheat blue dwarf disease caused by mycoplasma like organism. *Acta Microbiol. Sin.*, 33(4): 361-364. [张秦风，张荣，任芝英，马远莉，朱象三，1993. 类菌原体引起的小麦蓝矮病. 微生物学报，33(4): 361-364]

Zhong HY, Huo WX, Wei C, Zhang YL, 2011. Ultrastructure of integumental brochosomes, the secretory products of Malpighian tubules in representatives of Membracoidea (Hemiptera: Cicadomorpha) from China. *Entomotaxonomia*, 33(3): 202-212. [钟海英，霍伟欣，魏琮，张雅林，2011. 中国角蝉总科部分昆虫马氏管分泌物"网粒体"的超微结构研究(半翅目：蝉亚目). 昆虫分类学报，33(3): 202-212]

Zhu HH, 2012. Diversity and Damages of Cicadomorpha in Apple Orchards of Weibei Region, Shaanxi, China. MSc Thesis, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi. 1-46. [朱海涵，2012. 陕西渭北地区苹果园蝉类害虫多样性与危害研究. 陕西杨凌：西北农林科技大学硕士论文. 1-46]

（责任编辑：赵利辉）